CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS DE HOJA Y FLOR CON IMPORTANCIA TAXONÓMICA PARA LA DELIMITACIÓN DE CUATRO ESPECIES EN EL GÉNERO *MOUSSONIA* (GESNERIACEAE)[1]

Angélica Ramírez-Roa[2] *y Gerardo Varela Hernández*[3]

Resumen

La falta de un tratamiento taxonómico y de claves de determinación en el género *Moussonia* Regel (Gesneriaceae) ha propiciado que algunas especies sean confundidas entre sí o que se les haya considerado como variedades o sinónimos. Además, varios caracteres morfológicos y anatómicos no han sido evaluados para ayudar a distinguir especies en *Moussonia*. En este trabajo nos enfocamos principalmente en varias características anatómicas del envés de la hoja y del mesófilo, así como de la epidermis de la superficie adaxial del tubo de la corola. Estos caracteres resultaron tener valor taxonómico para delimitar cuatro especies incluídas en *Moussonia*: *M. ampla* L. E. Skog, *M. deppeana* (Schltdl. & Cham.) Hanst., *M. elegans* Decne. y la nueva combinación *M. jaliscana* (S. Watson) D. L. Denham ex Ramírez-Roa, transferida de *Isoloma jaliscanum* S. Watson. En este estudio observamos características anatómicas de las hoja tales como domos estomatales generalmente con uno o dos estomas en la cresta, tamaño relativo y densidad aparente de los estomas, células epidérmicas que rodean la base de tricomas, tipo de tricomas en el envés de la hoja, anatomía del mesófilo, y variaciones de las paredes anticlinales y periclinales de las células de la superficie adaxial de la corola. Discutimos brevemente algunas posibles interpretaciones de esta anatomía con relación al ambiente. Presentamos un breve tratamiento taxonómico de las especies revisadas en este trabajo para un mejor entendimiento de la problemática subyacente. Considerando características anatómicas y morfológicas proponemos una nueva definición de *M. elegans*, junto con los cambios nomenclaturales correspondientes. Incluimos una nueva combinación: *M. jaliscana* y una clave de determinación usando caracteres anatómicos y morfológicos.

Abstract

The lack of a taxonomic treatment and keys for the genus *Moussonia* Regel (Gesneriaceae) has led some species to be confused with each other or to be considered as varieties or synonyms. Additionally, several morphological and anatomical characters have not been evaluated for their usefulness in discriminating *Moussonia* species. In this work we focus principally on the study of several morphological and general anatomical features of the abaxial surface of the leaf and of the mesophyll as well as the adaxial surface of the corolla tube. We found that these features have taxonomical value to delimit four species included in *Moussonia*: *M. ampla* L. E. Skog, *M. deppeana* (Schltdl. & Cham.) Hanst., *M. elegans* Decne., and the new combination *M. jaliscana* (S. Watson) D. L. Denham ex Ramírez-Roa, as transferred from *Isoloma jaliscanum* S. Watson. Anatomical features of the leaf such as stomatal domes generally with one or two stomata on the top, relative stomata size, epidermal cells surrounding

[1] El primer autor agradece al Missouri Botanical Garden por la beca Elizabeth E. Bascom que permitió complementar la revisión de material de herbario y literatura sobre el género *Moussonia* y en especial, a Linda Oestry por su amable asistencia en la biblioteca, y a P. M. Jorgensen y G. Yatskievych por su valiosa ayuda en la traducción de textos en alemán. Los autores agradecen de manera muy especial a Fernando Chiang Cabrera (Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México [IBUNAM]), por su apoyo en todo momento, por sus comentarios particularmente en la parte de nomenclatura y por las facilidades otorgadas para el uso del MEB; a Lawrence E. Skog (US) por su gran apoyo de siempre para obtener bibliografía especializada y por sus comentarios en la parte de nomenclatura; a Gerardo Salazar (IBUNAM), Jefe del Herbario en su momento, por permitir la consulta de la colección del MEXU y la toma de muestras para las observaciones en MEB; a Victoria Hollowell (MO), Miriam Denham (GGB), Eduardo Sahagún G. (GUADA) y John L. Clark (US) por sus valiosas sugerencias y comentarios al trabajo que lo enriquecieron grandemente, además por el gran interés mostrado para la publicación del mismo; a Sara Fuentes-Soriano (MO) por su trabajo en la revisión de estilo, valiosos comentarios y sugerencias que complementaron la opinión de los revisores de manera sustancial; a C. Feuillet (US) por la traducción de un texto en francés; a Roxana Yockteng (P) por la búsqueda de material original de J. Decaisne; a los herbarios BM, F, HAL, IBE, LL, MICH, NY, OXF, TEX y US por los préstamos de material; a María del Rosario García (MEXU) por su cordial y pronta ayuda en la solicitud de préstamos de herbarios nacionales y extranjeros; a M. en C. Berenit Mendoza (IBUNAM) por su paciente ayuda en el MEB y a Felipe Villegas (IBUNAM) por la amable ayuda en la elaboración de las Figuras 1–3; por último, a Elsita Varela por su comprensión, gran apoyo y amor en todo momento.

[2] Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., C.P. 04510, México. aramroa@ibiologia.unam.mx.

[3] Departamento de Matemáticas, División de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, Iztapalapa, 09340, México, D.F., México. gvar@xanum.uam.mx.

doi: 10.3417/2005150

Ann. Missouri Bot. Gard. 98: 413–429. Published on 23 September 2011.

trichome bases, trichome types, apparent density of stomata and trichomes on the leaf lower surface, blade mesophyll, and variation of epidermal cells on the adaxial surface of the corolla were observed. We briefly discuss some possible interpretations of this anatomy with respect to the environment. A brief taxonomic treatment of the species considered in this work is included for a better understanding of the underlying problem. Considering these anatomical and morphological features, we propose a new definition of *M. elegans*, together with the corresponding nomenclatural changes. We propose *M. jaliscana* as a new combination and include an identification key using anatomical and morphological features.

Key words: Anatomy, Gesneriaceae, *Moussonia*.

El género *Moussonia* Regel pertenece a la tribu Gloxinieae Fritsch, subfamilia Neotropical Gesnerioideae, familia Gesneriaceae (Burt & Wiehler, 1995; Skog & Boggan, 2006). Regel (1847) describe por primera vez al género que es reconocido posteriormente por Decaisne (1849), Walpers (1849), Oersted (1861) y Hanstein (1854, 1865). Sin embargo, Hemsley (1882) lo considera como sinónimo de *Isoloma* (Benth.) Decne y Fritsch (1893–1894) lo incluye como una sección del género *Kohleria* Regel tomando en cuenta casi exclusivamente semejanzas morfológicas externas de la flor (Ramírez-Roa & Chiang, 2010). Aunque Morton (1938, 1967) y Gibson (1974) reconocen la combinación de Fritsch, Wiehler (1975a) reestablece al género *Moussonia* considerando diferencias morfológicas y del cariotipo, como el hábito leñoso, ausencia de rizoma, nectario anular, estigma estomatomorfo, y $n = 11$. Wiehler (1975a) también evalúa la incapacidad de producir híbridos fértiles entre las especies de ambos géneros y reconoce once especies para *Moussonia*.

Desde la re-circunscripción taxonómica de Wiehler (1975a), *Moussonia* se mantiene como un género aparte (Skog, 1976, 1978a; Kvist y Skog, 1992; Burtt & Wiehler, 1995; Skog & Boggan, 2006; Ramírez-Roa, 2007a, 2007b; Weber & Skog, 2007; Ramírez-Roa & Chiang, 2010). Análisis moleculares de marcadores nucleares y del cloroplasto, y estudios morfológicos apoyan el reconocimiento del género como un grupo monofilético que comprende 12 especies (Roalson et al., 2005a, 2005b).

Actualmente, estudios morfológicos han apoyado la extensión de *Moussonia* a 14 especies (Ramírez-Roa, 2007b). La mayoría de las especies del género se distribuyen desde el norte de México hasta Guatemala (Morton, 1967; Wiehler, 1975a; Skog, 1978b; Ramírez-Roa, 2007a), y cuatro se reportan solamente para Centroamérica (Morton, 1938, 1939; Standley & Williams, 1952; Skog, 1979). Sin embargo, la autora estima que el número de especies incluidas en *Moussonia* es mayor. Estudios de herbario e inventarios florísticos en progreso sugieren que alrededor de 19 especies están presentes en México y Guatemala, y que cinco especies son posiblemente endémicas a Centroamérica. Estos estudios además sugieren a México como el centro de origen y principal centro de diversificación de *Moussonia* y de otros taxa de la familia como *Achimenes* Pers., *Smithiantha* Kuntze y *Solenophora* Benth (Ramírez-Roa & Skog, datos no publicados).

Moussonia se reconoce por el hábito leñoso, cimas generalmente umbeladas con tres a cuatro flores, flores tubulares y ventricosas de color rojo o rojo anaranjado, ovario semi-ínfero, estigma estomatomorfo, nectario anular, y el fruto capsular cortamente rostrado. Tradicionalmente, la delimitación de sus especies se ha basado en el número de flores presentes en las inflorescencias y características de la flor (forma general de la corola, forma de los lóbulos del cáliz, color de la corola, etc.), pero ocasionalmente también se utiliza la forma de la hoja y el tipo de indumento. El número reducido de características que normalmente se consideran en la taxonomía del grupo, la falta de evaluación taxonómica de otros caracteres morfológicos y anatómicos para la delimitación de especies, y la carencia de claves de determinación, ha propiciado que algunas especies sean confundidas entre sí. *Moussonia deppeana* (Schltdl. & Cham.) Hanst. a pesar de presentar varias discontinuidades morfológicas se confunde frecuentemente con *M. elegans* Decne. Incluso por la sola semejanza de la forma de la corola y color de las flores y la forma de las hojas algunas especies se han reducido a sinonimia, como en el caso de *Kohleria papillosa* (Oerst. ex Hanst.) Fritsch (Fritsch, 1913; Morton, 1967) ahora incluida en *M. elegans* (Wiehler, 1975a).

La sobre simplificación de los caracteres diagnósticos llevó a incluir en *Moussonia elegans* seis especies distintas y tres variedades como sinónimos heterotípicos (Fritsch, 1913; Morton, 1967; Gibson, 1974; Wiehler, 1975a; Kvist & Skog, 1992), esta especie presenta la mayor variación morfológica dentro del género. Si bien los taxones comprendidos en esta especie son relativamente parecidos por sus corolas tubulares rojas o rojo-anaranjadas, otros caracteres morfológicos y anatómicos sugieren que por lo menos siete de ellos son realmente especies distintas. La amplia variación morfológica atribuida a *M. elegans* s.l., tanto en la hoja, cáliz, corola, inflorescencia, etc., ha contribuido a dudar en el

reconocimiento de algunos otros taxones que llegan a coincidir en algunas características de esta especie, como *M. deppeana* (Skog, com. pers.). Además, se ha observado que ejemplares de herbario que en realidad representaban especies nuevas fueron inicialmente determinados como *M. elegans*, debido a que no podían ser ubicados fácilmente dentro de otras especies del género (Ramírez-Roa, 2007a, 2007b).

Este trabajo está enmarcado en la revisión taxonómica que la autora realiza para el género. La examinación morfológica detallada de especies descritas hasta el momento y de especies aceptadas como sinónimos heterotípicos, mostró diferencias significativas tanto en caracteres morfológicos como anatómicos. Estos estudios indican que la apariencia general de la superficie del envés, la presencia de domos estomatales generalmente con un estoma en la cresta y el tamaño relativo de estomas al menos en las especies estudiadas, son variables entre especies pero constantes dentro de cada especie, por lo que sería recomendable usarlos como una evidencia más para discriminar especies.

Los objetivos del trabajo son: 1) demostrar que algunas características de la epidermis tienen valor taxonómico en la delimitación de especies en el género *Moussonia*; 2) con la ayuda de estas evidencias redefinir a *M. elegans*; y 3) resaltar la utilidad de estos caracteres en la elaboración de descripciones y claves de determinación.

Antecedentes

La epidermis y sus derivados han sido caracteres importantes para describir, unir, o separar grupos taxonómicos en Gesneriaceae (Esau, 1965; Metcalfe & Chalk, 1972; Fahn, 1978; Mauseth, 1988). En la familia es conocido el gran valor taxonómico del caracteres como: el tipo de tricomas, su presencia o ausencia, y densidad y ubicación en la planta (Denham, 1949; Wiehler, 1970, 1975b, 1983; Metcalfe & Chalk, 1972; Skog, 1976), la distribución de estomas (aislados o agrupados), la presencia de domos estomatales, y la forma de las células epidérmicas (Wiehler, 1970, 1975b, 1983; Skog, 1976, 1978a; Beaufort-Murphy, 1983; Kvist & Skog, 1989). La variación de estos caracteres ha apoyado la separación de especies de un género o reunión de taxa en grupos de rango taxonómico superior, como en el caso de las tribus Gesnerieae y Nepeantheae (Wiehler, 1970, 1983) o el género *Gasteranthus* Benth. Este género previamente incluido en *Besleria* L. (Wiehler, 1975b) es ahora re-validado al nivel genérico por la presencia de estomas agregados, entre otros caracteres.

El impacto en la sistemática y taxonomía de Gesneriaceae de los caracteres anatómicos previamente mencionados y los morfológicos, explica su uso reiterado en descripciones de géneros y especies de la familia (Denham, 1949; Wiehler, 1970, 1975b, 1983; Skog, 1976; Ramírez-Roa, 1987; Kvist & Skog, 1989, 1992, 1993, 1996; Smith, 1994; Skog & Kvist, 2000; Ramírez-Roa & Skog, 2002; Weigend & Förther, 2002; Ramírez-Roa, 2007a, 2007b; Rodríguez-Flores & Skog, 2008; Ramírez-Roa et al., 2009). Algunos estudios en Gesneriaceae han incluido micrografías de microscopía electrónica de barrido que muestran los caracteres anatómicos con mayor detalle y belleza, y Skog (1978a) explica claramente las ventajas, posibilidades e importancia de hacer estudios en las gesneriáceas utilizando este tipo de microscopía.

Wiehler (1970, 1983), después de revisar varias tribus de la subfamilia Neotropical Gesnerioideae, a la cual pertenece *Moussonia*, reporta que los domos estomatales son característicos de las tribus Gloxinieae y Gesnerieae y están ausentes en la subfamilia Coronanthoideae. En relación a la anatomía de los domos estomatales, explica que estas estructuras generalmente presentan uno o dos estomas en la parte superior del domo, que se forman por la separación y elevación tanto de las células epidérmicas adyacentes al estoma como de las propias células subsidiarias, en zonas localizadas, por arriba del parénquima esponjoso, y que siempre se distribuyen en el envés de las hojas. También observó que las células epidérmicas en el domo son típicamente más pequeñas que el resto de las células epidérmicas. En sus estudios, Whieler (1979, 1983) indica la posible correlación entre la presencia de domos estomatales con ambientes húmedos y plantas terrestres con hojas delgadas, pubescentes.

Por otro lado, en relación a los tricomas, Wiehler (1979, 1983) menciona que los tricomas glandulares uniseriados, son más o menos raros en la subfamilia, señalando dos tipos principales. El primer tipo se constituye basalmente por un pie de células largas y delgadas y apicalmente por una glándula de una o varias células, que al tocarla se rompe y deja salir su conteniendo, un líquido de color anaranjado-amarillento. El otro tipo de tricoma con forma de hongo tiene en la base una o dos células cortas y anchas y hacia el ápice una glándula de una a varias células. Los tricomas glandulares largos los encontró en varias partes de la planta y los tipo hongo, en la superficie de las hoja o principalmente en la superficie adaxial de la garganta de la corola y estilo.

Skog (1976), en su estudio sobre la tribu Gesnerieae, reporta e ilustra la presencia de domos estomatales y la morfología de tricomas no glandulares. Para *Rhytidophyllum tomentosum* (L.) Mart. describe tricomas no glandulares uniseriados y simples, rodeados en la base por un anillo de células epidérmicas largas que no se observan en los tricomas glandulares. Uno de los aspectos importantes incluidos en el trabajo de Skog (1976), es la posible interpretación ecofisiológica de la anatomía de las especies en relación al ambiente. Este autor indica que en *Rhytidophyllum* Mart., los domos estomatales más altos se encuentra en especies densamente pubescentes, que ocupan taludes expuestos y secos o en claros del bosque. Con base en estas observaciones, Skog (1976) sugiere que los domos estomatales permiten una transpiración más eficiente en el microclima húmedo que se crea en el indumento denso de la superficie del envés. Las interpretaciones de Skog (1976) se contraponen con las de Wiehler (1970), quien correlacionó los domos estomatales con ambiente sombreados, o con las de Haberlandt o Biebl y Germ, quienes correlacionan los domos estomatales con hábitats sombreados y húmedos (revisado en Skog, 1976).

Por otro lado, Skog (1976), con base en observaciones en *Gesneria* L., indica que la intensidad de luz podría determinar el número de capas celulares en el mesófilo y la diferenciación del parénquima en empalizada y del tejido esponjoso. Este autor reporta, que en plantas de *G. exserta* Sw. creciendo en áreas al descubierto y en pleno sol, observó un mesófilo claramente diferenciado en un parénquima en empalizada grueso, compuesto de uno a tres substratos celulares y un tejido esponjoso definido por varios substratos de células isodiamétricas. Por el contrario, en plantas de *G. reticulata* (Griseb.) Urb. poco expuestas a sol directo, Skog (1976) observó una sola capa de parénquima en empalizada y una o dos capas de tejido esponjoso.

Kvist y Skog (1992), en su revisión del género *Kohleria*, describen algunas características anatómicas del haz y del envés de la hoja que ilustra con micrografías del microscopio electrónico de barrido (MEB). En este estudio los autores reportan los dos tipos de tricomas glandulares mencionados por Wiehler (1983) y los domos estomatales. Además, indican que los domos estomatales más altos se encontraron en plantas con indumento denso, y explican que la elevación de los estomas en domos estomatales facilitan el proceso de transpiración, al permitir que los estomas se ubiquen por arriba de la capa de aire y humedad, la cual no se mueve debido al indumento. Previos estudios en *K. spicata* (Kunth) Oerst., especie que vive en hábitats con exposición solar directa, muestra domos bien desarrollados contrastando notoriamente con los domos bajos de las especies del género que crecen en condiciones de sombra. Kvist y Skog (1992) mencionan que aunque entre las especies del género el indumento es variable, dentro de cada especie la variabilidad es constante.

Rodríguez-Flores y Skog (2008) al revisar el género sudamericano *Corytoplectus* Oerst., utilizan la coloración del haz de las hojas como uno de los caracteres distintivos del género y diferencias en los tipos de tricomas e indumento para delimitar especies. De hecho, en su revisión taxonómica del género, la clave de determinación de especies, comienza precisamente con las diferencias en el indumento del haz de las hojas. Posteriormente, Ramírez-Roa et al. (2009) al describir la primera especie no sudamericana (endémica de México) de *Corytoplectus*, confirman la importancia y utilidad del tipo de indumento y la superficie de la hoja para incorporar la especie en el género y reconocer su afinidad con otras especies. Además, muestran las primeras imágenes del haz y el envés de la hoja en el género.

Tanto Denham (1949) como Wiehler (1983) llegan a la conclusión de que el tipo de tricomas en las gesneriáceas no varían dentro de una misma especie, por lo que se pueden usar estas características para distinguirlas. Sin embargo, encontraron que el ambiente puede influir en la densidad y distribución de ellos en los órganos de la planta.

En lo que se refiere a las especies del género *Moussonia*, existen pocos trabajos en donde se mencionan las características de la epidermis y sus derivados. Uno de ellos es la tesis doctoral de Miriam Denham (1949) en donde la autora hace una revisión de literatura sobre los tricomas, y menciona solamente a *M. deppeana* y *M. elegans*. Denham (1949) menciona que Weiss en 1867 describe los tricomas de la primera especie como uniseriados, puntiagudos (señalados como típicos en la familia Gesneriaceae), con la base del tricoma bulbosa parcialmente sumergida en un collar de células epidérmicas, y tricomas glandulares pequeños con una célula en el eje y con dos a cuatro células en la cabeza, las cuales secretan una sustancia ligeramente aromática. Denham (1949), señala que en *M. elegans* las terminaciones celulares de los tricomas están abruptamente alargadas y, como consecuencia, se ven geniculadas.

Otro trabajo que presenta datos sobre la anatomía de la epidermis de *Moussonia*, es la tesis doctoral de Hans Wiehler (1970), publicada en 1983. Este autor esquematiza la epidermis de los domos estomatales y

estomas de *M. deppeana*, *M. elegans* y *M. hirsutissima* (C. V. Morton) Wiehler, y un tricoma glandular con el pie y las células epidérmicas adyacentes en *M. elegans* (Wiehler, 1983: 92–93, figs. 176, 182–183) y señala que, *M. deppeana* y *Kohleria tubiflora* (Cav.) Hanst., presentan los domos estomatales más altos y un mesófilo con el parénquima esponjoso y el de empalizada claramente diferenciados (Wiehler, 1983: 99, fig. 213). Wiehler (1983: 92–93, figs. 176, 182) muestra que en *M. deppeana* y *M. elegans* el envés de las hojas tiene domos estomatales muy evidentes. Para *M. elegans* Wiehler (1983: 99, fig. 213) ilustra un tricoma no glandular con un pie uniseriado con una de tres células, siendo la última, puntiaguda, y en la base alrededor del tricoma seis células epidérmicas que elevan al tricoma sólo un poco por arriba del nivel general de la epidermis. Las células de la base del tricoma, sólo se diferencian del resto de las células epidérmicas, por ser un poco más grandes y planas. Sin embargo estas células son diferentes en géneros como *Columnea* L. (sección *Dalbergaria* Tussac, tribu Episcieae), *Kohleria*, *Achimenes* Pers. y *Capanea* Decne. de la tribu Gloxinieae (Wiehler, 1983: 92–99, figs. 91, 93, 214–215), en donde son mucho más grandes que el resto de las células epidérmicas, largas y de apariencia redondeada y turgentes.

Por último, Ramírez-Roa (2007a, 2007b) ha señalado las diferencias en la superficie del haz y envés de las hojas, tipos de tricomas y células en la base del pie de los tricomas, presencia de domos estomatales, y diferenciación del parénquima en empalizada en algunas especies de *Moussonia* como *M. adpressipilosa* D. L. Denham ex Ramírez Roa, *M. hirsutissima*, *M. larryskogii* Ramírez-Roa y *M. strigosa* (C. V. Morton) Wiehler. Ramírez-Roa ha incluido, en sus estudios del género, claves de identificación que utilizan las características morfológicas y anatómicas previamente discutidas. Estos caracteres han sido útiles para reconocer tanto a las especies de *Moussonia* ya mencionadas, como a *M. ampla* L. E. Skog, *M. elegans*, *M. rupicola* (Stand. & L. O. Williams) Wiehler, *M. serrulata* (C. V. Morton) Wiehler, *M. fruticosa* (Brandegee) Wiehler y *M. viminalis* (Brandegee) Wiehler.

Materiales y Métodos

Las especies que se incluyeron en este estudio fueron seleccionadas tomando en cuenta los siguientes criterios: 1) que pudieran mostrar la variación de los caracteres anatómicos conocida hasta el momento para el género *Moussonia*; 2) incluir a las dos especies con problemas de delimitación, *M. deppeana* y *M. elegans*; 3) mostrar las posibles diferencias entre una de las especies con amplia sinonimia, *M. elegans* y *M. jaliscana* (S. Watson) D. L. Denham ex Ramírez-Roa comb. nov. [= *Isoloma jaliscanum* S. Watson] uno de sus sinónimos.

Las observaciones preliminares y generales se hicieron exclusivamente en ejemplares de herbario, utilizando microscopio de disección (MD), con el objeto de reconocer los caracteres que por su constancia, pudieran servir para la delimitación de las especies aquí estudiadas. De todos los ejemplares de herbario observados, sólo se indican algunos representativos de cada taxón, los cuales están citados en las descripciones correspondientes que se incluyen más adelante.

Una vez reconocidos los caracteres anatómicos y morfológicos que se tomarían en cuenta para cada especie, se procedió a tomar las muestras para las observaciones anatómicas en el MEB, con el fin exclusivamente de aumentar la resolución de las observaciones, observar con más facilidad las estructuras, y complementar su descripción. Los ejemplares estudiados con el MEB, provienen de la colección del Herbario Nacional de México (MEXU), y fueron los siguientes: *Moussonia ampla* (Panamá. *Van der Werff 7255*, MEXU-250256), *M. deppeana* (Veracruz, México. *Ventura 18120*, MEXU-751039), *M. elegans* (Chiapas, México. *Breedlove 48663*, MEXU-778741) y *M. jaliscana* (Jalisco, México. *Pringle 11072*, MEXU-29588).

Las muestras para ser observadas al MEB fueron tomadas en la parte media de hojas maduras, recortando dos rectángulos aproximadamente de 2 × 2 mm a partir del margen hacia la vena media, con el fin de tener representado tanto el haz como el envés. De la corola en antesis se tomaron porciones equivalente en tamaño, ubicadas cerca de la garganta y hacia la base de la corola con el fin de observar la superficie adaxial y abaxial de la corola, tanto en la parte dorsal como en la ventral. Las muestras fueron directamente montadas para su observación en MEB, cubiertas con oro, y observadas en un MEB marca Hitachi S-2660N (Tokio, Japón). Las medidas se reportan en micrómetros.

El material de herbario observado en MEB no fue hidratado, considerando que ayudaría más el ver en las micrografías los tricomas, estomas y células en general tal como se observarían con el microscopio de disección. Además como es sabido el trabajo taxonómico y el uso de las claves se realiza, la mayoría de las veces, con material de herbario, esto es, deshidratado. La terminología morfológica se

realizó siguiendo el glosario botánico ilustrado de Moreno (1984).

Resultados

Las observaciones en MD, incluyen tanto los caracteres morfológicos como los anatómicos. Los caracteres morfológicos serán presentados en las descripciones al final de este trabajo, mientras que los anatómicos se reportan a continuación.

Los resultados en MD incluyen observaciones de varios ejemplares de herbario, los cuales se enlistan, en su totalidad o parcialmente en cada una de las descripciones según sea el caso. Cabe mencionar que las características anatómicas observadas en MD pueden ser vistas a simple vista. Los caracteres anatómicos observados incluyen: epidermis del envés de la hoja y la superficie adaxial de la corola. En el envés de la hoja se observó el relieve de la superficie, domos estomatales, tipo y densidad aparente de tricomas, células en la base de los tricomas y células epidérmicas adyacentes, y densidad aparente de estomas. Además, se estudio la anatomía del mesófilo caracterizando parénquima esponjoso y tejido en empalizada con el grosor relativo de la lámina foliar. En la superficie adaxial de la corola se consideró la forma y superficie de las células epidérmicas.

ENVÉS DE LA HOJA

Relieve. En observaciones en MD y MEB se reconocieron tres tipos de relieve de la superficie del envés. El primero se denominó relieve plano o más o menos plano, presente en *Moussonia deppeana* y *M. elegans* (Fig. 1A, B). El segundo se denominó relieve ampollado, siguiendo la denominación de Skog (1976), en este tipo con base en observaciones de MD, la superficie presenta pequeños abultamientos esponjosos a manera de ampollas o papilas, que se distribuyen muy cerca unas de otras. Estos abultamientos son aun más evidentes en MEB (Fig. 1C) y son característicos de *M. ampla*. El tercer tipo se denominó relieve sinuoso, en el que la superficie es ondulada como en *M. jaliscana* (Fig. 1D).

Domos estomatales. En el relieve ampollado los estomas se distribuyen sobre los domos estomales que son abultamientos altos y anchos, estos se pueden apreciar con toda claridad en MD. En este relieve el espacio entre la epidermis y el parénquima esponjoso al elevarse y formarse el domo estomatal es muy evidente (Fig. 2B). El relieve plano contrasta con el relieve ampollado por presentar los domos estomatales reducidos como máculas, esto es, bajos y estrechos, ocupando el espacio casi exclusivamente del estoma (Fig. 2A, B), siendo ligeramente elevados en *Moussonia elegans* y más evidentes en *M. deppeana*. En este relieve la separación de la epidermis del tejido esponjoso es poco evidente (Fig. 2A). Por el otro lado en el relieve sinuoso, los domos no se limitan al estoma como en el relieve casi plano, pero tampoco se encuentran bien delimitados como un abultamiento como en el relieve ampollado, más bien se aprecian como ondulaciones en donde los estomas se encuentran en la parte superior de los abultamientos (Fig. 1D). La separación de la epidermis del mesófilo en el relieve sinuoso es semejante al que se aprecia en la Figura 2A.

Mesófilo. En la hoja de *Moussonia ampla* el mesófilo se encuentra bien diferenciado en una capa de parénquima en empalizada hacia el haz y de tres a cuatro capas de parénquima esponjoso formado por células irregularmente cúbicas a irregularmente esféricas hacia el envés (Fig. 2B). La separación del parénquima esponjoso de la epidermis por debajo del domo estomatal es muy evidente. En las otras especies sólo se observa claramente definido el parénquima esponjoso con células más o menos rectangulares (Fig. 2A). A excepción de *M. ampla* con hojas ligeramente coriáceas, el resto de las especies incluidas en este estudio tienen hojas relativamente delgadas, lo cual se podría explicar por la reducción de número de capas celulares en el mesófilo.

Tricomas y células epidérmicas adyacentes. Las células epidérmicas alrededor de la base de los tricomas pueden ser semejantes al resto de las otras células de la epidermis (Fig. 1B, C), o alternativamente más largas que las células epidérmicas adyacentes, perfectamente turgentes y con las paredes periclinales redondeadas (Fig. 1D). Estas diferencias se observan claramente tanto en MD como en MEB. El número de células alrededor de la base de los tricoma varia entre las especies de *Moussonia* de cinco en *M. jaliscana* a ocho o nueve células en el resto de las especies.

En cuanto a tipo de tricomas, se presentan tres tipos. El primero es el tricoma glanduloso, el cual es delgado y largo, con un anillo de células epidérmicas en la base, esta presente solamente en *Moussonia ampla* (Fig. 1C). En MD estos tricomas se aprecian delgados y largos con la glándula evidente; y con ayuda del MEB se ve perfectamente el pie de dos células de largo y la glándula en el ápice. El segundo tipo es el tricoma glanduloso tipo hongo, que en MD se observa como una esferita amarillenta muy pequeña. Este tipo se distribuye en toda la superficie

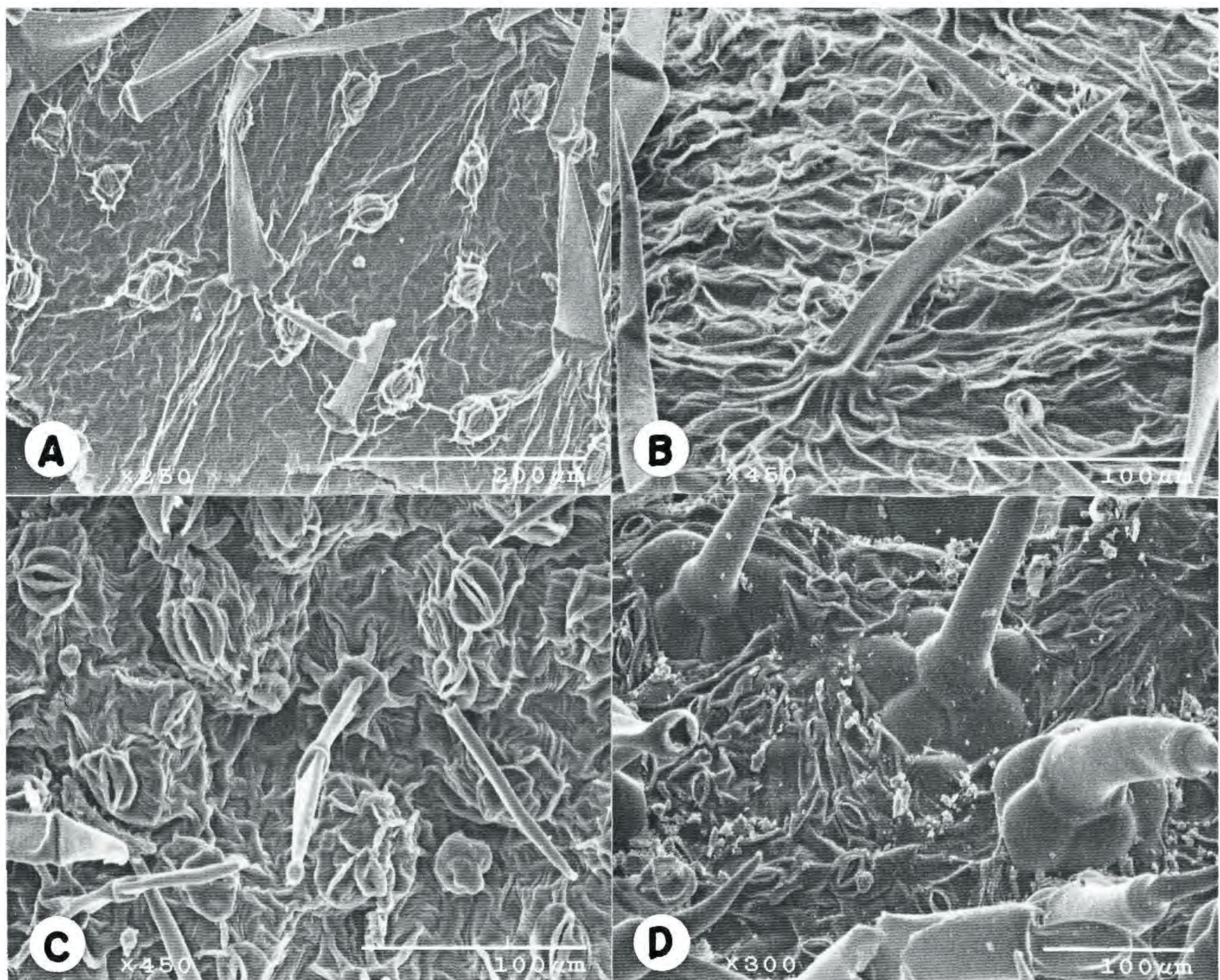


Figura 1. Envés de la hoja: tipo de relieve y domos. —A. *Moussonia deppeana*, relieve casi plano, estomas solo ligeramente elevados por los domos estomatales casi planos. —B. *M. elegans*, relieve y estomas como el anterior. —C. *M. ampla*, relieve ampollado, estomas elevados evidentemente, ubicados sobre los domos en forma de ampollas; tricoma uniseriado glandular al frente y dos tricomas tipo hongo del lado izquierdo, observándose de ellos solo la glándula o la glándula con el pie. —D. *M. jaliscana*, relieve sinuoso, estoma sobre las ondulaciones. A de *Ventura 18120* (MEXU 751039); B de *Breedlove 48663* (MEXU 778741); C de *van der Werff 7255* (MEXU 250256); D de *Pringle 11072* (MEXU 29588).

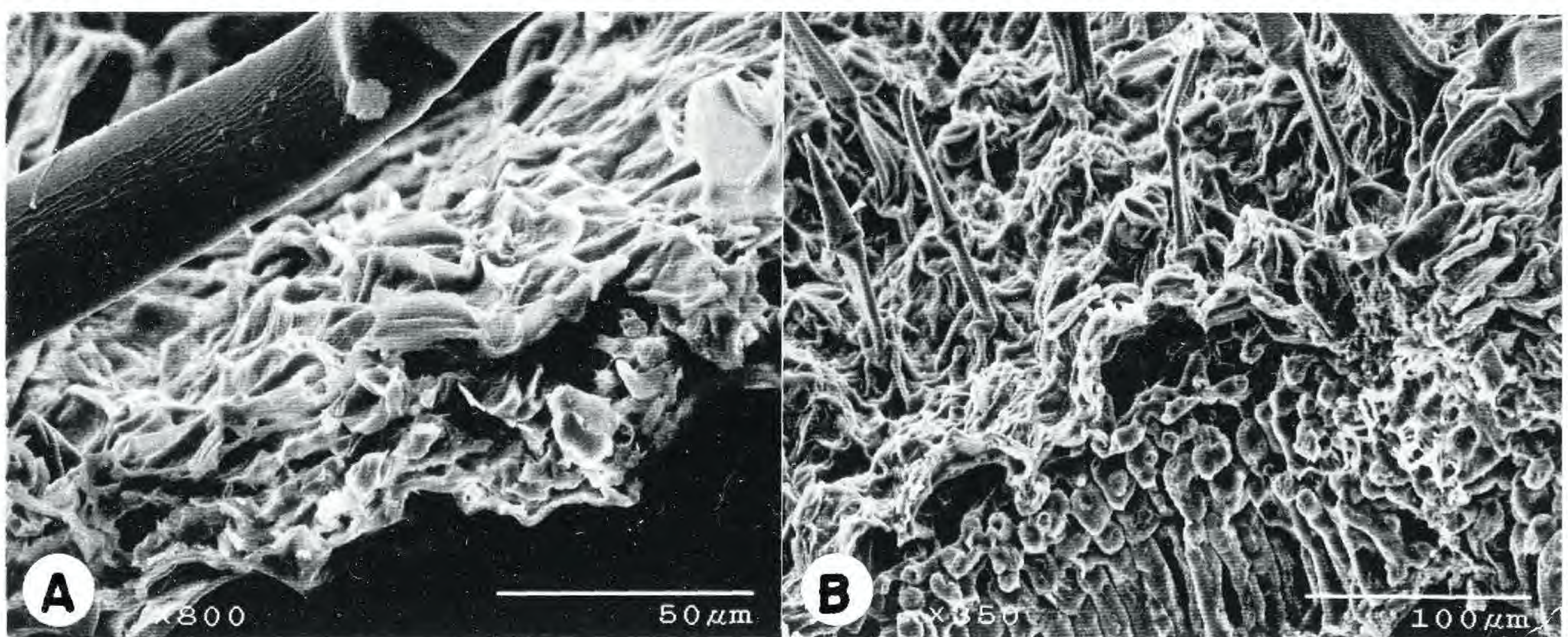


Figura 2. Corte transversal de la hoja. —A. *Moussonia elegans*, separación de la epidermis del envés del parénquima esponjoso, a la altura del domo estomatal, poco evidente; no se aprecia claramente el parénquima en empalizada. —B. *M. ampla*, separación de la epidermis del envés del parénquima esponjoso, a la altura del domo, muy evidente; parénquima en empalizada presente. Epidermis del envés hacia arriba, epidermis del haz hacia abajo, mesófilo entre las capas de epidermis, de la A de *Breedlove 48663* (MEXU 778741); B de *van der Werff 7255* (MEXU 250256).

de la hoja, pudiéndose confundir con partículas de cera y en ocasiones, no son fáciles de reconocer. En todos los taxa revisados en este trabajo bajo el MEB se observaron las cabezas de estos tricomas las cuales son mucho más pequeñas que las células de los estomas (Fig. 1C del lado izquierdo). El tercer tipo es el tricoma no glandular con varias células en el pie y la punta aguda, el cual se presenta en todas las especies excepto en *M. ampla*.

Densidad aparente de tricomas y estomas y tamaño preliminar de los estomas. Las especies con relieve plano muestran una menor densidad aparente de tricomas (Fig. 1A, B) que las especies con relieve ampollado o sinuoso (Figs. 1D, 2B). En lo que respecta a los estomas, también se observaron diferencias muy evidentes entre las especies, pero no dentro de cada especie. Por ejemplo, en *Moussonia deppeana* los estomas en MD se aprecian como "montículos amarillentos" muy evidentes, los cuales están densamente arreglados en la superficie; apreciándose incluso las células oclusivas y los ostiolos en algunos casos. Por el contrario en *M. elegans* la densidad aparente de estomas es menor y los estomas, se ven más bien como pequeñas máculas blanquecinas, laxamente distribuidos. En *M. jaliscana*, con relieve sinuoso, se aprecia la cercanía de los estomas de manera evidente, mientras que en *M. ampla* los estomas se distribuyen sobre el domo estomatal, observándose en algunos casos las células oclusivas y los ostiolos. Observaciones y medidas en MEB indican que *M. deppeana* y *M. ampla* presentan el mayor y el menor número de estomas por área, respectivamente, mientras que *M. elegans* y *M. jaliscana* muestras una densidad de estomas intermedia. La generalidad de este reporte sin embargo debe corroborarse con un la observación de un muestreo más amplio. En cuanto al tamaño de los estomas, *M. deppeana* tiene los estomas más grandes que son de apróx. 40 μm, mientras que *M. ampla* son de apróx. 28.12 μm, en *M. elegans* apróx. 26.29 μm, y se observan los estomas más pequeños en *M. jaliscana* con apróx. 24 μm.

SUPERFICIE ADAXIAL Y GROSOR DE LA COROLA

En MD los contornos de las paredes anticlinales de las células epidérmicas se aprecian más o menos claros mientras que en las paredes periclinales pueden ser papilosas proyectándose como muy pequeñas protuberancias sin distinguirse mayor detalle. Cabe mencionar que la corola puede ser translúcida cuando el grosor de la corola es delgada, como en *Moussonia ampla* o no translúcida si la corola es gruesa como en las demás especies.

Con base en MEB se describen cuatro tipos de células epidérmicas, que se describen considerando las variaciones morfológicas de las paredes anticlinales y periclinales de las células: 1) células con paredes anticlinales formando polígonos irregulares, organizadas densamente y con paredes periclinales papilosas (Fig. 3A); 2) células con paredes anticlinales formando rectángulos irregulares y paredes periclinales lisas (Fig. 3B); 3) células con paredes anticlinales formando polígonos irregulares—con cinco o seis lados y paredes periclinales lisas (Fig. 3C); y 4) células con paredes anticlinales formando polígonos irregulares y paredes periclinales con una protuberancia angular—proyección tipo pico curvo (Fig. 3D).

Moussonia jaliscana y *M. deppeana* muestras diferentes tipos celulares en la porción dorsal y ventral del tubo de la corola. En *M. jaliscana* la parte dorsal muestra el tipo celular 1 y la parte ventral el tipo celular 3 mientras que *M. deppeana* dorsalmente presenta el tipo celular 3 y ventralmente el tipo celular 4. En contraste *M. ampla* y *M. elegans* tanto dorsal o ventralmente sólo tienen el tipo celular 2 y 3, respectivamente.

Discusión

ENVÉS DE LA HOJA

Superficie del envés, domos estomatales y mesófilo. Las especies examinadas son arbustos terrestres de hojas generalmente delgadas y pubescentes, que se establecen en húmedos de montaña o en encinares húmedos. Debido a la escasa información de las etiquetas de campo, es incierto si estas especies crecen sobre laderas sombreadas y húmedas o en laderas expuestas y secas. De acuerdo con Wiehler (1983), especies con hojas de indumento denso que ocupan lugares sombríos y húmedos presentan domos estomatales en la superficie del envés. De las especies estudiadas, *Moussonia deppeana* y *M. elegans* tienen hojas con indumento denso y presentan domos estomatales, aunque no los más altos. Contrariamente, *M. ampla* con los domos estomatales más evidentes muestra hojas con un indumento menos denso y un mesófilo con parénquima esponjoso y empalizada bien definidos y grueso. Aunque las características morfológicas de *M. ampla* corresponden con la descripción de Skog (1976) y Kvist y Skog (1992) para especies que se establecen en ambientes más expuestos, se desconoce si la especie vive en áreas sombrías o expuestas. Sin embargo otros estudios indican que la ilumina-

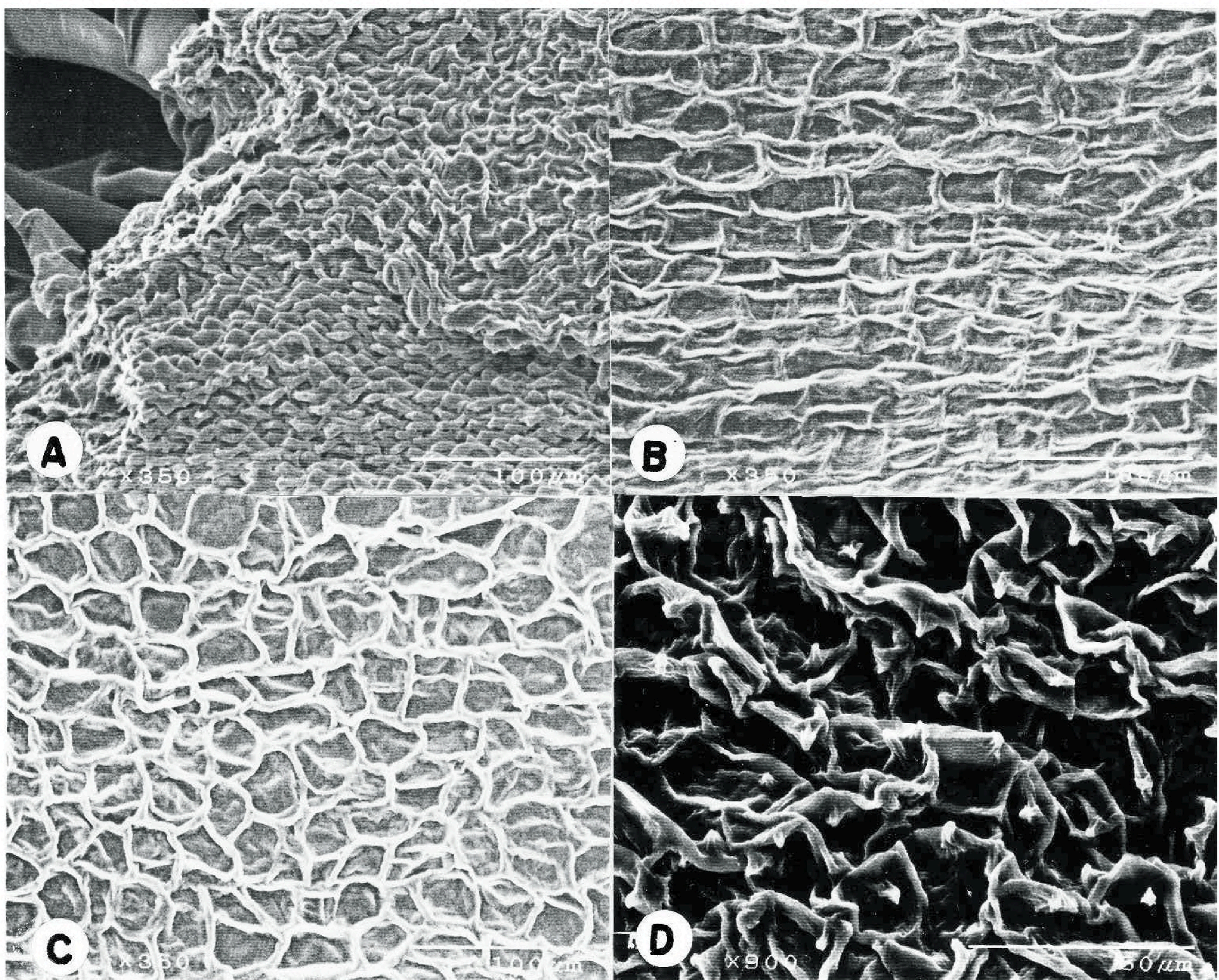


Figura 3. Superficie adaxial de la corola: forma de las células epidérmicas y superficie. —A. *Moussonia jaliscana*, paredes celulares anticlinales poligonales e irregulares, paredes celulares periclinales papiladas. —B. *M. ampla*, paredes anticlinales rectangular y paredes periclinales celulares lisas. —C. *M. deppeana*, paredes anticlinales de forma irregularmente poligonal, paredes periclinales lisas. —D. *M. deppeana*, con pliegue curvo. A de *Pringle 11072* (MEXU 29588); B de *van der Werff 7255* (MEXU 250256); C y D de *Ventura 18120* (MEXU 751039).

ción intensa y deficiencia hídrica podría aumentar el grosor del tejido en empalizada, seguramente determinando el incremento de la actividad fotosintética (Fahn, 1978).

Observaciones directas en el campo sugieren que cambios de humedad asociados a diferentes tipos de vegetación, podría estar influyendo más en las dimensiones del domo estomatal que la sola incidencia solar como menciona Skog (1976). Esta situación podría estar ocurriendo en *Moussonia larryskogii* y *M. hirsutissima* (Ramírez-Roa, 2007b). Ambas especies generalmente ocupan laderas protegidas en ambientes con diferentes regímenes de humedad, *M. larryskogii* caracterizada por el envés casi plano crece en bosque tropical perennifolio (vegetación con altos niveles de humedad), mientra que *M. hirsutissima* con domos estomatales evidentes crece en bosque húmedo de montaña es decir en una vegetación con menos húmeda que la anterior. Cabe aclarar que aunque las dos especies pueden encontrarse entre los dos tipos de vegetación en zonas de transición, aparentemente mantienen sus características anatómicas.

Aquí se reconocieron diferencias anatómicas y morfológicas útiles para distinguir *Moussonia deppeana* de *M. elegans*, sin embargo, estos caracteres son informativos siempre y cuando se consideren ambas especies en sentido estricto. Las características morfológicas que este par de especies pudieran tener en común se explica por la ambigüedad para definir los límites morfológicos de *M. elegans*, problema que se atribuye a la amplia variación morfológica asociada con la circunscripción de *M. elegans*, al incluir varias especies en sinonimia (Wiehler, 1975a). A continuación se presentan los caracteres anatómicos útiles para la distinción de estas dos especies.

Los domos estomatales de *Moussonia deppeana* son muy visibles tanto en MD como a simple vista, están relativamente juntos unos de otros, ocupando toda la superficie de la hoja, y presentan un color verde-amarillento. En *M. elegans* los domos estomatales son de menor tamaño y por lo tanto son menos evidentes

que los de *M. deppeana*. Además los domos estomatales en *M. elegans* estan dispersamente distribuidos y son de color verde pálido, tal como el envés. Al comparar el envés de las hojas en ambas especies en el MEB, *M. deppeana* presenta los domos estomatales más grandes y más densamente distribuidos. Considerando características macromorfológicas, las especies también se pueden distinguir fácilmente, *M. deppeana* tiene un indumento velutino, en varias partes de la planta, incluyendo la corola, los lóbulos de la corola son rectos y los lóbulos del cáliz son deltados a triangulares, mientras que *M. elegans* en sentido estricto, tiene un indumento viloso-piloso, corola laxamente pilosa con los lóbulos expandidos y lóbulos del cáliz lanceolado subulados.

También se observó que la caracterización de domos y mesófilos previamente descritos para *Moussonia deppeana* y *M. elegans* por Wiehler (1983), difiere de la nuestra. Nuestros estudios indican que los domos estomatales para *M. deppeana* ilustrados por Wiehler (1983, fig. 176) se parecen más a los que aquí reportamos para *M. ampla*. Similarmente es ese trabajo, el mesófilo observado para *M. deppeana* difiere de nuestras observaciones, Whieler (1983) presenta para esta especie un mesófilo con el parénquima en empalizada y esponjoso bien diferenciado con múltiple capas, mientras que nosotros observamos un mesófilo con el parénquima de pocas capas celulares, distinguiéndose sólo con certeza, el tejido esponjoso. En cuanto a *M. elegans*, Wiehler (1983) muy probablemente pudo haber observado domos altos en alguna de las especies que él consideraba como sinónimos. Por último, aquí reportamos diferencias entre *M. elegans* y *M. jaliscana* una de las especies incluidas en su sinonimia. En el envés de la hoja, el relieve plano de *M. elegans*, los domos estomatales planos y los estomas grandes ayudan a distinguirla de *M. jaliscana*. Además, la primera especie tiene, en la superficie adaxial de la corola células con paredes periclinales lisas y la corola ampliada, mientras que en la segunda las paredes son papilosas y la garganta de la corola es evidentemente constreñida, entre otras características.

TRICOMAS Y CÉLULAS EPIDÉRMICAS ADYACENTES

Moussonia elegans y *M. jaliscana* también se diferencian por los tricomas y las células alrededor de la base de los tricomas, la primer especie presenta en la base del tricoma un anillo de ocho a nueve células con paredes periclinales lisas y la segunda, un anillo de cinco células con paredes periclinales turgentes. Además, observaciones en MD, indican que en *M. jaliscana* las células en la base del tricoma presenta un contenido blanquecino, probablemente calcio, así como cera en forma de pequeñas esferas irregulares en la superficie del envés.

El tipo de tricoma puede utilizarse para separar *Moussonia ampla*, quien tiene tricomas del tipo 1, largos con glándula apical, del resto de las especies aquí estudiadas. Wiehler (1983) mencionó que este tipo de tricoma no es común en la familia. Nosotros agregaríamos que tampoco en el género, pues solo *M. rupicola* y *Kohleria papillosa* var. *pendula* C. V. Morton (= *Moussonia*) los presentan. Por el contrario, los tricomas tipo hongo al parecer son ampliamente distribuidos en el género, observándose diferencias en el tamaño y en la densidad relativa en la lámina de la hoja.

DENSIDAD APARENTE DE TRICOMAS Y ESTOMAS Y TAMAÑO DE LOS ESTOMAS

Existe aparentemente una correlación entre tricomas más o menos espaciados y el relieve casi plano con domos estomatales pequeños, como en *Moussonia deppeana* (Fig. 1), o entre alta densidad de tricomas y domos estomatales altos característicos de los relieves sinuosos o tipo ampolla, como en *M. jaliscana* y *M. ampla*, respectivamente (Fig. 2B). Estas observaciones apoyan la hipótesis de Skog (1976) que propone que la presencia de estomas en domos estomatales altos es una estrategia para efectuar una traspiración más eficiente, especialmente en plantas con un número elevado de tricomas. De acuerdo con Skog (1976) entre más denso el indumento más altos los domos estomatales. Sugerimos adicionalmente que el plegamiento de la epidermis al formar los domos estomatales consecuentemente también incrementa la densidad de tricomas por unidad de área y la humedad en la capa del indumento.

El tamaño de los estomas permite distinguir a *Moussonia deppeana* de *M. elegans*, y *M. elegans* de *M. jaliscana*. Tamaños de estomas y conteos estomáticos parecen ser buenos criterios para distinguir especies dentro del género.

SUPERFICIE ADAXIAL DE LA COROLA

Las células de la superficie adaxial de la corola pueden considerarse como otro criterio para separar las incluidas en este trabajo. Las modificaciones de las paredes periclinales de las células epidérmicas, como son las papilas encontradas solo en *Moussonia jaliscana* y los pliegues en *M. deppeana*, ayudan a separar estos taxones de *M. elegans*.

El grosor de la corola y la forma de las células epidémicas no habían sido reportados antes de este

estudio, sin embargo observaciones de material de herbario muestran que pueden ser caracteres útiles para distinguir especies. Podemos definir las corolas en seco como gruesas y no traslucidas, y delgadas y translúcidas en diferentes grados. Una de las corolas más gruesas en el género parece ser la de *Moussonia deppeana* y una de las más delgadas es la de *M. ampla*. La corola de la última especie es tan delgada que a través de ella se puede observar las siluetas de los estambres y estilo, estas estructuras son imposibles de observarse en especies con corolas gruesas como aquellas de *M. deppeana*. Es importante señalar que las observaciones hechas en material fresco en algunas especies del género, como en *M. deppeana*, *M. hirsutissima*, *M. larryskogii* y *M. triflora* (M. Martens & Galeotti) Hanst., confirman observaciones realizadas en material seco, al menos en los que se refiere al grosor y textura de las corolas. Corolas definidas como gruesas y no translucidas en seco, en fresco son gruesas y resistentes, por el contrario, corolas delgadas y translúcidas en seco son delgadas y frágiles en fresco. Se podría esperar que al comparar corolas gruesas y delgadas se presenten diferencias en las células epidérmicas, lo cual puede llegar a ser otro criterio que ayude a diferenciar especies en el género.

CONSIDERACIONES FINALES

Tal como Denham (1949), Skog (1978a, 1979) y Wiehler (1983) lo reiteran en su momento para otros géneros de gesneriáceas, en este trabajo se confirma la importancia de las células epidérmicas y sus derivados como criterios importantes para delimitar, en esta ocasión, especies en el género *Moussonia*. Aunque en general, los criterios anatómicos no son apreciables a simple vista (a diferencia de las corolas, la inflorescencia y las hojas), con la ayuda de un microscopio de disección se pueden reconocer sin mucho problema, tal como se hace al observar estructuras de flores muy pequeñas.

Aunque en este trabajo se analizaron básicamente los domos estomatales, la base de los tricomas y las células del interior de la corola, otras características de la epidermis y sus derivados, proporcionarán sin lugar a duda mayor información para la delimitación de las especies, tal como, número de células que conforman a los tricomas, color de esta células, resina o cualquier otra sustancia presente en el interior de los tricomas, tipo de estoma y número por área, indumento tanto en el haz como en el envés, etc.

Como se mencionó al principio de este trabajo, la información obtenida tiene como propósito ayudar a la delimitación de las especies. Por ello, se incluye una clave de determinación con las observaciones hechas en MD, las descripciones morfológicas, y la discusión taxonómica correspondiente para cada especie.

Clave de Determinación para las Cuatro Especies del Género *Moussonia* Incluidas en Este Estudio

1a. Envés de la hoja plano o casi plano, esto es, con los domos estomatales poco evidentes; hojas membranosas, suaves al tacto.
  2a. Estomas grandes, densamente distribuidos, ocupando casi completamente la superficie de la hoja, de color amarillento; corolas ventricosas, con la garganta constreñida, gruesas; lóbulo del cáliz triangular . . . . 2. *M. deppeana*
  2b. Estomas pequeños distribuidos laxamente en la superficie de la hoja, de color blanquecino; corola ventricosa, ampliada hacia el limbo; lóbulo del cáliz lanceolado lineal . . . . 3. *M. elegans*
1b. Envés de la hoja ampollado, esto es, con los domos estomatales evidentes, o con ondulaciones; hojas ligeramente coriáceas, rugosas al tacto.
  3a. Flores solitarias; hoja con el envés ampollada; base de los tricomas del envés con las paredes periclinales planas . . . . 1. *M. ampla*
  3b. Flores en cimas; hoja con el envés ondulado; base de los tricomas del envés con las paredes periclinales de las células redondeadas . . . . 4. *M. jaliscana*

Tratamientos Taxonómicos

1. Moussonia ampla L. E. Skog, Brittonia 30: 322. 1978. TIPO: Panamá. Prov. Chiriquí: 8 km W of Cerro Punta in vic. of Las Nubes, 11 Feb. 1978, *K. Utley 5670* (holotipo, US no visto; isotipos, DUKE no visto, MO!, MICH!).

Arbustos de 1 m de alto, con tricomas glandulares en varias partes de la planta, amarillos. Hojas ligeramente anisófilas, lanceoladas, ovado-lanceoladas o lanceolado-elípticas, de 7.5–13 × 2.7–5.2 cm, margen con 47 a 53 dientes desiguales, venas laterales 10 a 12; pecíolos 1.3–3.9 cm; haz más o menos papiloso, verde obscuro, base de los tricomas multicelular; envés ampollado, verde-amarillento, células epidérmicas alrededor de la base de los tricomas semejantes a las células adyacentes; domos estomatales altos muy evidentes en toda la superficie, distribuidos de manera relativamente densa, un estoma por domo; mesófilo claramente diferenciado en parénquima esponjoso y en empalizada. Flores solitarias; pedúnculos de 0.65–1.3 cm; brácteas florales frecuentemente caducas, 2–2.2 × 0.2 mm, lineares, vilosos, con tricomas glandulares; pedicelos delgados, 3.7 cm de largo, pilosos, rojizos, con tricomas glandulares; cáliz con el tubo obcónico, 3.5–

3.8 × 2–4.2 mm, lóbulos de 1.3–1.7 × 1–2 mm, linear-triangulares, margen dendroide hacia el ápice, cada lóbulo con diferente número de prolongaciones, verdes, pilosos por fuera y por dentro; corola tubular, ± ventricosa, constreñida por arriba de la base y en la garganta, 4.2–4.8 cm de largo, 1.2–1.3 cm de ancho en la garganta, 7–11 mm de ancho en la base, roja-anaranjada, laxamente pubérula por fuera, papirácea y más o menos translucidas en material seco, glabra por dentro, con células epidérmicas de la superficie adaxial con las paredes anticlinales irregularmente rectangulares y las periclinales lisas; lóbulos amplios, 4–6 × 7–9.5 mm, suborbiculares, crenados, ± expandidos; filamentos 3.5 cm de largo, base amarilla, seríceos, glabros hacia el ápice, anteras 2 × 2 mm, connatas en antesis, incluidas en la corola, estaminodio de 5 mm de largo; nectario de 0.5 mm de alto; ovario densamente piloso, estilo 4 cm de largo, piloso, incluido en el tubo de la corola. Cápsula no se observó.

Esta especie es conocida solamente de Panamá, en algunos cerros ubicados en la provincia de Chiriquí. Se encuentra en bosque mesófilo sobre taludes, algunas veces junto a cuerpos de agua, a una altitud de 1700–2100 m. Los ejemplares de herbario revisados indican la floración en febrero y mayo.

La especie se distingue por los tricomas glandulares presentes en varias partes de la planta, por el envés ampollado, las flores solitarias, el margen de los lóbulos del cáliz dendroide, las corolas ampliadas hacia el limbo y los lóbulos más o menos expandidos, con el tubo de la corola más o menos translúcido en seco y laxamente puberulento.

Por sus características peculiares *Moussonia ampla* es distinta a las otras especies del género. Sin embargo, la presencia de domos estomatales en el envés de las hojas lo comparte principalmente con *M. strigosa*, una especie de Costa Rica (Ramírez-Roa, 2007b). La escasa recolecta disponible para esta especie no permite por el momento conocer la variabilidad real del taxón.

Ejemplares examinados. PANAMÁ. **Chiriquí:** Cerro Pate Macho, trail from Rio Palo Alto, 4 km NE of Boquete, *Sytsma et al. 4834* (US); Cerro Pando, Santa Clara, Distr. Bugaba, *van der Werff 7255* (MEXU).

2. Moussonia deppeana (Schltdl. & Cham.) Hanst., Linnaea 34: 284. 1865. Basiónimo: *Gesneria deppeana* Schltdl. & Cham., Linnaea 5: 110. 1830. *Isoloma deppeanum* (Schltdl. & Cham.) Hemsl., Biol. Cent.-Amer., Bot. 2 478. 1882. *Kohleria deppeana* (Schltdl. & Cham.) Fritsch, Nat. Pflanzenfam. [Engler & Prantl] 4(3b): 179. 1894. TIPO: México. Veracruz, "in sylvis Jalapensibus," Oct., *C. J. W. Schiede 186* (lectotipo, designado por Ramírez-Roa & Chiang [2010: 298–299], HAL!; duplicado del lectotipo, OXF!).

Arbustos de 0.50–2.5 m de alto, velutinos en varias partes de la planta, con tricomas amarillentos o rojizos. Hojas generalmente anisófilas, lanceoladas a elíptico-lanceoladas, las grandes de 8–21 × 3.2–7.5 cm, las pequeñas de 7–12 × 2.5–5 cm, margen irregularmente dentado generalmente de 30 a 53 dientes, venas laterales 10 a 12; pecíolos 3.5–4.5 cm; haz verde obscuro, células epidérmicas alrededor de los tricomas semejantes a las adyacentes; envés ± plano, verde-amarillento, domos estomatales ligeramente elevados, distribuidos de manera relativamente densa, un estoma por domo; mesófilo donde solamente se distingue claramente el parénquima esponjoso. Cimas umbeladas de 4 flores; pedúnculos de 3.5–4.5 cm de largo; brácteas foliosas evidentes, elípticas pecioladas de 6–8 × 1.5–2 mm; pedicelos 2–2.5 cm de largo; cáliz con el tubo obcónico-triangular, 3–3.5 × 2–3.5 mm, lóbulos de 2.5–3.5 × 3–3.5 mm, deltados a triangulares, márgenes rectos, verdes, pilosos por fuera y por dentro; corola tubular, ventricosa, constreñida por arriba de la base y de la garganta, ligeramente ampliada hacia el limbo, 2.3–2.7 cm de largo, 0.6–1.2 cm de ancho en la garganta, 4–6 mm de ancho en la base, roja a rojo-anaranjada, densamente vilosa por fuera con tricomas rojizos, no translucida en material seco, glabra por dentro, con células epidérmicas de la superficie adaxial irregularmente poligonales y paredes periclinales lisas o con un pequeño pliegue en forma de pico curvo, lóbulos cortos, 2.5–2.7 × 3.5–3.8 mm, oblongos, crenados, más o menos rectos; filamentos 2.4–2.6 cm, puberulentos, anteras 1.5 × 1.5 mm, connatas en antesis, con algunos tricomas en la base del dorso, un estaminodio de 0.3 mm; nectario de 0.5 mm de alto; ovario densamente piloso, estilo 2.1–2.6 cm, piloso, exerto. Cápsula de 0.9–1.1 × 0.5–0.6 cm, ± esférica, las venas prominentes, pardo claro en material seco; semillas 0.4 mm, pardo-rojizas.

La especie se encuentra en México, en los estados de Guerrero, Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Veracruz. En Guatemala se ha colectado en la Provincia de San Marcos. Se establece generalmente en bosque húmedo de montaña, algunas veces en encinar, raramente en pinar, a una altitud de 1180–1600 m. Florece generalmente de noviembre a mayo (información disponible en los ejemplares de herbario revisados).

Moussonia deppeana se distingue por la pubescencia densa de color amarillento principalmente en hojas, tallos, pedúnculos y pedicelos, por el envés de las hojas más o menos liso con domos cortos, muy

evidentes y en gran número, un estoma por domo, por las flores en cimas umbeladas de cuatro flores, brácteas foliosas evidentes, lóbulos del cáliz deltados a triangulares, de márgenes rectos y por las corolas ventricosas, rojas o rojo-anaranjadas, gruesas, no translúcidas, densamente rojo-velutino con los lóbulos más o menos rectos.

Esta especie se parece a *Moussonia skutchii* (C. V. Morton & D. N. Gibson) Wiehler, distinguiéndose ésta última principalmente por el color verde-olivo generalizado de la planta, el envés con la superficie generalmente ondulada y los estomas del color de la lámina, las brácteas obovadas, los lóbulos del cáliz ovado-triangular con los márgenes cóncavos, corolas con el tubo ampliado y los lóbulos expandidos.

Aunque en este trabajo solamente se está incluyendo un ejemplar por estado, se han hecho observaciones en más de 100 ejemplares depositados principalmente en: BM, ENCB, IEB, INEGI, MICH, MO, NY y US, encontrándose en general poca variación.

Skog (com. pers.) considera que esta especie y *Moussonia elegans* tradicionalmente han sido difíciles de distinguir por su parecido en la flor. Fritsch (1913) y Gibson (1974) señalaron que en Guatemala estas especies son simpátricas, encontrando especímenes con características intermedias. Fritsch agrega que las formas intermedias o híbridos son imposibles de determinar. En este trabajo no se descarta la posibilidad de formas intermedias, sin embargo, la forma de las hojas y su pubescencia tan característica, así como la forma y pubescencia de la corola y de los lóbulos del cáliz presentes en *M. deppeana*, no se encuentran en *M. elegans* s.l., menos aún en *M. elegans* s. str.

Ejemplares representativos. GUATEMALA. **Depto. San Marcos:** vic. Sibinal, *Steyermark 35956* (F). MÉXICO. **Guerrero:** San Antonio a Buenos Aires, *Hinton et al. 14031* (NY). **Hidalgo:** El Texme, 4.5 km O de Tenengo de Doria, camino a El Zotoy, *Alcántara 1583* (MEXU). **Puebla:** 6 mi. below Tezuitlan on Nautla rd., *Crutchfield & Johnston 5219* (MEXU, MICH). **Oaxaca:** 90–100 km SW of Sola de Vega, along rd. to Puerto Escondido, *Breedlove 62045* (MEXU). **Veracruz:** Plan de Cedeño, mpio. Acajete, *Ventura 18120* (MEXU, MO).

3. Moussonia elegans Decne., Fl. Serres Jar. Eur. 5: 489, tab. sin número, en la página anterior a la 489. 1849. *Isoloma elegans* (Decne.) Hemsl. Biol. Cent.-Amer., Bot. 2(12): 478. 1882. *Kohleria elegans* (Decne.) Loes., Bull. Herb. Boissier 7: 574. 1899. TIPO: Guatemala. "des régions montagneuses et tempérées du Guatimala" (tipo, tab. en página anterior a la 489 en Decne., 1849). [Dibujo hecho a partir de material cultivado proveniente de Guatemala]

Arbustos de 1–2 m de alto, plantas viloso-tomentosas, con tricomas hialinos frecuentemente rojizos. Hojas ligeramente anisófilas, lanceolado-elípticas, las grandes de 4–18 × 1.7–6.5 cm, las pequeñas de 4.9–8 × 2.4–4 cm, margen con 23 a 56 dientes, venas laterales 7 a 9; pecíolos 0.5–3.5 cm de largo, vilosos a pilosos, y en su base con una pequeña marca circular rojiza, y un pliegue que recorre el nudo de pecíolo a pecíolo; haz verde oscuro, liso; envés plano verde claro, domos estomatales bajos distribuidos de manera laxa, un estoma por domo; mesófilo en donde se distingue el parénquima esponjoso. Flores en cimas umbeladas de 4 flores; pedúnculos de 0.8–6 cm de largo; brácteas 6–13 × 0.5–3 mm, elípticas pecioladas, vilosas o pilosas; pedicelos 0.8–3.2 cm de largo, vilosos a pilosos, con tricomas como el tallo; cáliz con el tubo obcónico, 2–5 × 3–4 mm, hirsuto, lóbulos 0.6–7.5 mm × 0.8–3 mm, lanceolado subulados, verdes, vilosos a pilosos; corola tubular ligeramente ampliada hacia el limbo, ligeramente ventricosa, 2.5–3.5 cm de largo, 6–10 mm de largo en la garganta, 4–5 mm de ancho en la base, roja-anaranjada, pilosa por fuera, ± gruesa, no translucida, glabra por dentro, células epidérmicas de la superficie adaxial con las paredes anticlinales irregularmente poligonales y paredes periclinales lisas, lóbulos 2.5–4 × 3–4 mm, suborbiculares, ± expandidos, eroso-denticulados; filamentos 2.7–3.1 cm de largo, pilosos o casi glabros, anteras 1.5–1.7 × 1.5–1.7 mm, incluidas en la corola, estaminodio de 0.3–0.4 mm de largo; nectario de 3–5 mm de alto; ovario densamente piloso, estilo 1.2–2.9 cm, pilósulo con tricomas glandulares, incluido en el tubo de la corola. Cápsula de 7–9 × 4.5–7 mm, oblongo, venas no evidentes, pardo en material seco; semillas 0.3 mm, pardo-rojizas.

Ejemplares de esta especie se han localizado en México, por el momento, en el estado de Chiapas y en Guatemala. Se establece en bosque caducifolio, bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pinus*–*Quercus*, a 850–2500 m. Florece de septiembre a abril (información disponible en los ejemplares de herbario revisados).

Moussonia elegans es distinta de otras especies descritas del género. Se caracteriza por el indumento generalmente viloso-tomentosas en casi toda la planta, frecuentemente con tricomas rojizos, cimas umbeladas más cortas que las hojas, con cuatro flores y dos brácteas foliosas evidentes; flores sobre pedúnculos cortos, cáliz hirsuto, con los lóbulos lanceolado-subulados, las corolas rojo-anaranjadas, ligeramente ventricosas, ampliadas hacia el limbo,

más o menos gruesas, no translúcidas, pilosas, con los lóbulos expandidos, eroso-denticulados, y los estambres y estigma incluidos.

Debido a la aparente semejanza en la forma y color de las corolas, algunas de las especies que se publicaron posteriormente a *Moussonia elegans*, fueron incluidas en ella por autores como Fritsch (1913), Morton (1967), Gibson (1974), Wiehler (1975a) y Kvist y Skog (1992), por lo que esta última llegó a tener una amplia sinonimia. Las especies y variedades que fueron incluidas en algún momento son: *M. formosa* Van Houtte ex Regel (Fritsch, 1913), *M. costaricensis* Klotzsch ex Oerst., *M. papillosa* Oerst. ex Hanst., *Isoloma jaliscanum*, *Kohleria papillosa* var. *sericea* Fritsch, *K. collina* Brandegee, *K. pedunculata* Brandegee, *K. papillosa* var. *pendula* y *K. papillosa* var. *solitaria* C. V. Morton.

Al comparar las características distintivas encontradas en el protólogo con las que presenta la especie en sentido amplio, era evidente que se trataba de un complejo. Era la única especie con amplia variación tanto morfológica como anatómica, lo cual, al pretender incluirla en una clave de determinación del género, quedaba ubicada en diferentes partes de la clave, ya que presentaba, por ejemplo, diferentes tipos de indumento, el haz podría ser liso (*Moussonia elegans* s. str.), densamente papilado (*M. jaliscana*) o laxamente papilado (*M. papillosa*), dicasios de 3 ó 4 flores o incluso flores solitarias (*Kohleria collina*), inflorescencias más cortas que las hojas (*K. collina*) o más largas (*K. pedunculata*), lóbulos del cáliz linear-lanceolados (*M. costaricensis*) u ovado-lanceolados (*K. papillosa* var. *pendula*) por ejemplo, corolas translúcidas (*M. papillosa* var. *solitaria*) o no (*M. papillosa*), ovario densamente piloso (*M. elegans* s. str.) o casi glabro (*K. pedunculata*), tubo del cáliz obcónico (*K. collina*) u obcónico-eliptico (*M. papillosa*), etc. Cada sitio de la clave en general, podía corresponder a alguna de las especies de la sinonimia. Además, el amplio rango de variación permitía que ejemplares que no podían ser ubicados en alguna otra especie fuera del complejo, fueran incluidos en ese concepto tan amplio que era *M. elegans*. Algunos de estos ejemplares ya han sido descritos recientemente como especies nuevas (Ramírez-Roa, 2007a, 2007b).

NOMENCLATURA

Se trató de localizar material original en el que se pudiera haber basado Decaisne para hacer la descripción de esta especie, pero hasta el momento no se ha encontrado (Roxana Yockteng [P], com. pers.). También, al comienzo del estudio del complejo, se pensó en la posibilidad de epitificar la especie (Art. 9.7, McNeill et al., 2006). Sin embargo, se considera que el dibujo y la descripción proporcionan las características suficientes para reconocer a la especie.

En este trabajo se presentan solamente las diferencias anatómicas y morfológicas que se encuentran en dos de las especies que formaban este complejo. Sin embargo, la decisión tomada aquí para considerar a *Moussonia elegans* en sentido estricto, se basa en las observaciones hechas tanto en los demás taxones que han formado el complejo según Wiehler (1975a), así como en las especies restantes del género. La segregación de las demás especies que han integrado el complejo y los cambios nomenclaturales pertinentes, será presentada en su momento en la revisión del género (Ramírez Roa, en preparación).

Ejemplares examinados. GUATEMALA. **Alta Verapaz:** near San José SE of Tactic, 1500 m, *Standley 69659* (F). **Baja Verapaz:** Mtn. side N of Divide N of Santa Rosa, 1650 m, *Standley 69878* (F). MÉXICO. **Chiapas:** above Finca Cuxtepec, *Breedlove 48663* (MEXU, MO); near municipal border betw. Bochil & Jitotol, 1300–1500 m, 18 Oct. 1963, *D. L. & M. L. Denham 62/463* (US).

4. Moussonia jaliscana (S. Watson) D. L. Denham ex Ramírez-Roa, comb. nov. Basiónimo: *Isoloma jaliscanum* S. Watson, Proc. Amer. Acad. Arts 25: 159. 1890. TIPO: México. Jalisco: sandy damp walls of gullies, near Guadalajara, Nov. 1888, *C. G. Pringle 1828* (holotipo, US-0086832!; duplicados, BM!, F!, NY!, US-01336337!).

Arbustos de 1–2 m de alto, plantas vilosa, con tricomas amarillentos. Hojas casi isofilas lanceolado-elípticas, las grandes de 4–18 × 1.7–6.5 cm, las pequeñas de 4.9–8 × 2.4–4 cm, margen con 23 a 56 dientes, venas laterales 7 a 9; pecíolos 0.5–3.5 cm de largo, vilosos; haz verde claro, generalmente densamente papilado en toda la superficie o hacia el margen, con la epidermis brillosa en algunas porciones, células epidérmicas alrededor de los tricomas de varias hileras, diferentes a las demás células adyacentes; envés sinuoso, verde-amarillento, domos bajos, distribuidos de manera ± densa, un estoma por domo; mesófilo diferenciado en parénquima esponjoso. Flores en cimas umbeladas de 4 flores, generalmente varias cimas hacia el ápice de la planta; pedúnculos de 0.8–6 cm de largo; brácteas 6–13 × 0.5–3 mm, lineares, vilosas; pedicelos gruesos, 0.8–3.2 cm de largo, vilosos, con tricomas amarillentos; cáliz con el tubo obcónico triangular, 2–5 ×

3–4 mm, cortamente viloso, lóbulos 0.6–7.5 × 0.8–3 mm de ancho, lanceolado-triangulares, verdes; corola tubular, ventricosa, constreñida por arriba de la base y de la garganta, 2.5–3.5 cm de largo, 6–10 mm de ancho en la garganta, 4–5 mm de ancho en la base, roja-anaranjada, cortamente vilosa, más o menos gruesa y no translucida, células epidérmicas de la superficie adaxial con paredes anticlinales de forma irregular poligonal y periclinales con pequeñas papilas arregladas de manera densa, lóbulos 2.5–4 × 3–4 mm de ancho, oblongos, más o menos expandidos, crenados; filamentos 2.7–3.1 cm, pilosos o casi glabros, anteras 1.5–1.7 × 1.5–1.7 mm, incluidas en la corola, estaminodio de 0.3–0.4 mm de largo; nectario de 3–5 mm de alto; ovario densamente piloso, estilo 1.2–2.9 cm de largo, pilósulo con tricomas glandulares, incluido en el tubo de la corola. Cápsula de 7–9 × 4.5–7 mm, oblonga, venas no evidentes, parda en material seco; semillas 0.3 mm, pardo-rojizas.

Especie endémica de México, presente en Colima y Jalisco. Se establece en bosque húmedo de montaña, bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus–Quercus*, a 1350–2220 m. Florece de julio a enero, fructifica en abril y octubre (información obtenida de los ejemplares de herbario revisados).

Moussonia jaliscana se distingue por la pubescencia vilosa principalmente de los tallos, el haz papiloso, por la presencia de tricomas con la base multicelular, ya sea en toda su superficie o hacia el margen del haz, la epidermis generalmente lustrosa, el envés sinuoso, varias cimas de cuatro flores hacia el ápice de la planta, el cáliz obcónico y cortamente viloso, los lóbulos lanceolado-triangulares de longitud variable, la corola ventricosa, con la garganta constreñida y cubierta de manera característica por pubescencia villoso-canescente, además de un fruto oblongo.

La especie que más se parece a *Moussonia jaliscana* es otro de los sinónimos de *M. elegans* s.l., *M. papillosa*, la cual se distingue fácilmente por la pubescencia pilosa-canescente en buena parte de la planta, el haz reticulado-rugoso dando una apariencia laxamente papilosa a la superficie, la epidermis opaca, el envés con hundimientos los cuales corresponden a la superficie rugosa del haz, cáliz obcónico-elíptico y densa y largamente viloso-canescente, lóbulos largamente lanceolado-elípticos, con un fruto largamente oblongo-elíptico. *Moussonia jaliscana* se distribuye en Puebla y Veracruz. Debido a las características particulares que presenta *M. papillosa* con respecto a *M. jaliscana* y *M. elegans*, además de las diferencias en la distribución geográfica, se le está considerando nuevamente como una especie distinta (Ramírez-Roa y Skog, datos no publicados), tal como lo hicieron en su momento Hanstein (1865), Fritsch (1913) y Morton (1967).

Nomenclatura

Watson indicó en el protólogo de esta especie dos ejemplares distintos como respaldo del nombre, siendo el primero *Pringle 1828* (US) y el segundo *Palmer 577*. El material de herbario perteneciente a estas dos colectas, depositados en diferentes herbarios, tienen indicado que son sintipos o isosintipos. Sin embargo, en el protólogo, al terminar la descripción de la especie y asignar el ejemplar tipo, Watson (1890: 159) indicó: "On the Rio Blanco, Jalisco; 1888 (n. 1828); also collected by Dr. Palmer in 1886 (n. 577)." Considerando la redacción de este párrafo, el material de herbario de G. C. Pringle con número 1828 es el holotipo. El párrafo "... ; also collected by ..." nos indica que Watson además observó otra colecta, por lo que el material de E. Palmer con número 577 es adicional, y debemos considerarlo como paratipo indicado en el protólogo. Con respecto al material tipo *G. C. Pringle 1828* depositado en el herbario US, existen dos ejemplares, uno de los cuales tiene el número de registro 0086832 y código de barras 00317640 y el otro tiene el número 01336337, con los tres primeros números corregidos a mano y código 00126597. Consideramos que el ejemplar con el número de registro 0086832, por ser mucho más antiguo en la colección y no tener enmiendas, debe ser considerado el que designó Watson como holotipo, y probablemente era el único material disponible en ese momento. El material restante de *G. C. Pringle 1828* y *E. Palmer 577* pudo haber ingresado a la colección tiempo después.

Isoloma jaliscanum, referida ahora como *Moussonia jaliscana*, fue primeramente incluida en la sinonimia de *Kohleria papillosa* [≡ *M. papillosa*] por Fritsch (1913). Posteriormente Morton (1967) la incluye en la sinonimia de *K. papillosa*. Y, por último, Wiehler (1975a) y Kvist y Skog (1992) la consideraron sinónimo de *M. elegans*. Con respecto a *M. papillosa* ya se han indicado las diferencias. Las diferencias de *M. elegans* son el indumento generalmente viloso-tomentosas en casi toda la planta, frecuentemente con tricomas rojizos, con los lóbulos lanceolado-subulados, las corolas rojo-anaranjadas, ligeramente ventricosas, ampliadas hacia el limbo y pilosas.

En cuanto al cambio del nombre de la especie de *Isoloma* a *Moussonia*, el ejemplar *Pringle 11072* (MEXU) tiene indicado en la etiqueta de determi-

nación que realizó D. L. Denham en 1971 con el cambio de género, incicando además, adelante del nombre "in Schad". Sin embargo, nunca publicó el cambio. Por este motivo se le está dando el crédito en la nueva combinación.

Ejemplares examinados. MÉXICO. **Colima:** Rancho el Jabalí, ca. 20 km N de Colima, *Rico y Martínez 942* (MEXU, US). **Jalisco:** near Guadalajara, *Pringle 11072* (MEXU, NY, US); *Pringle 11660* (LL).

Literatura Citada

Beaufort-Murphy, H. T. 1983. The seed surface morphology of the Gesneriaceae utilizing the scanning electronic microscope and a new system for diagnosing seed morphology. Selbyana 6: 220–422.

Burtt, B. L. & H. Wiehler. 1995. Classification of the family Gesneriaceae. Gesneriana 1: 1–4.

Decaisne, J. 1849. *Moussonia elegans* Decne. Flore des Serres et des Jardins de l'Europe 5: 489–489b, tab. 489.

Denham, M. L. 1949. Taxonomic Significance of Trichomes in the Gesneriaceae as Exemplified by *Achimenes* sect. *Eucodonia* Hanst. Ph.D. Dissertation, University of Colorado, Boulder.

Esau, K. 1965. Plant Anatomy. John Wiley & Sons, New York.

Fahn, A. 1978. Anatomía Vegetal. H. Blume Ediciones, Madrid.

Fritsch, K. 1893–1894. Gesneriaceae. Pp. 133–185 *en* A. Engler & K. Prantl (editores). Die Nat. Pflanzenfam., Vol. 4(3b). Engelmann, Leipzig.

Fritsch, K. 1913 [1914]. Beitrag zur Kenntnis der Gesnerioideae. Bot. Jahrb. Syst. 50: 392–439.

Gibson, N. D. 1974. *Kohleria* Regel. Pp. 279–291 *en* P. C. Standley, L. O. Williams & D. N. Gibson (editores), Flora of Guatemala. Fieldiana 24, Pt. 10.

Hanstein, J. 1854. Die Gesneraceen des Königlichen Herberiums und der Gärten zu Berlin, nebst Boebachtungen über die Familie im Ganzen I. Abschmitt. Linnaea 26: 145–216.

Hanstein, J. 1865. Die Gesneraceen des Königlichen Herberiums und der Gärten zu Berlin, nebst Boebachtungen über die Familie im Ganzen II. Abschmitt. Linnaea 34: 225–462.

Hemsley, W. B. 1882. *Isoloma* Decne. Pp. 477–480 *en* F. D. Godman & O. Salvin (editores), Biologia Centrali-Americana, Vol. 2. R.H. Porter and Dulau & Co, London.

Kvist, L. P. & L. E. Skog. 1989. Revision of *Reldia* (Gesneriaceae). Nord. J. Bot. 8: 601–611.

Kvist, L. P. & L. E. Skog. 1992. Revision of *Kohleria* (Gesneriaceae). Smithsonian Contr. Bot. 84: 1–82.

Kvist, L. P. & L. E. Skog. 1993. The genus *Columnea* (Gesneriaceae) in Ecuador. Allertonia 6: 400.

Kvist, L. P. & L. E. Skog. 1996. Revision of *Pearcea* (Gesneriaceae). Smithsonian Contr. Bot. 84: 1–47.

Mauseth, J. D. 1988. Plant Anatomy. The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc., San Francisco.

McNeill, J., F. R. Barrie, H. M. Burdet, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, K. Marhold, D. H. Nicolson, J. Prado, P. C. Silva, J. E. Skog, J. H. Wiersema & N. J. Turland (editores). 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code). Regnum Veg. 146.

Metcalfe, C. R. & L. Chalk. 1972. Gesneriaceae. Pp. 995–1002 *en* Anatomy of the Dicotyledons, Vol. II. Clarendon Press, Oxford.

Moreno, N. P. 1987. Glosario Botánico Ilustrado. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (INIREB), Xalapa; Compañía Editorial Continental, S. A. de C. V. (CECSA), México.

Morton, C. V. 1938. *Kohleria strigosa* C.V. Morton. P. 1181 *en* P. C. Standley (editor), Gesneriaceae. Flora de Costa Rica. Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 18.

Morton, C. V. 1939. *Kohleria serrulata* (C.V. Morton) Wiehler. Pp. 309–310 *en* R. E. Woodson & R. J. Seibert (editores). Contributions towards a Flora of Panama. III. Ann. Missouri Bot. Gard. 56.

Morton, C. V. 1967. The genus *Kohleria* in Mexico (Gesneriaceae). Baileya 15: 61–78.

Oersted, A. S. 1861. *Moussonia costaricensis* Klotzch ex Oerst. P. 107 *en* Centralamericas Gesneraceer, et systematisk, plantegeographisk Bidrag til Centralamerikas Flora. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturvidensk. Math. Afd. Ser. 5, 5.

Ramírez-Roa, A. 1987. Revisión de *Achimenes* (Gesneriaceae). Tesis Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Ramírez-Roa, A. 2007a. *Moussonia adpressipilosa* (Gesneriaceae), a new solitary flowered species from Mexico. Novon 17: 386–389.

Ramírez-Roa, A. 2007b. *Moussonia larryskogii* (Gesneriaceae) una especie nueva de México. Revista Mex. Biodivers. 78: 257–264.

Ramírez-Roa, A. & L. E. Skog. 2002. Novae Gesneriaceae Neotropicarum X: A new species of *Achimenes* from Mexico. Novon 12: 382–384.

Ramírez-Roa, A. & F. Chiang. 2010. (1922) Proposal to conserve the name *Moussonia* (Gesneriaceae) with a conserved type. Taxon 59(1): 298–299.

Ramírez-Roa, A., C. Chávez & C. I. Rodríguez-Flores. 2009. Primer registro del género *Corytoplectus* (Gesneriaceae: Episcieae) en México, con descripción de una nueva especie. Brittonia 61(3): 218–224.

Regel, E. 1847. Dispositio generum Gesnerearum. Index Seminum [1–4].

Roalson, E. H., J. K. Boggan & L. E. Skog. 2005a. Reorganization of tribal and generic boundaries in the Gloxinieae (Gesneriaceae: Gesnerioideae) and the description of a new tribe in the Gesnerioideae, Sphaerorrhizeae. Selbyana 25: 225–238.

Roalson, E. H., J. K. Boggan, L. E. Skog & E. A. Zimmer. 2005b. Untangling Gloxinieae (Gesneriaceae). I. Phylogenetic patterns and generic boundaries inferred from nuclear, chloroplast, and morphological cladistic datasets. Taxon 54: 389–410.

Rodríguez-Flores, C. I. & L. E. Skog. 2008. Revision of *Corytoplectus* Oerst. (Gesneriaceae). Selbyana 29: 92–124.

Skog, L. E. 1976. A study of the tribe Gesnerieae, with a revision of *Gesneria* (Gesneriaceae-Gesnerioideae). Smithsonian Contr. Bot. 29: 1–182.

Skog, L. E. 1978a. A look at leaf surfaces of *Reldia* using scanning electron microscopy. Gloxinian 28: 9–12.

Skog, L. E. 1978b [1979]. Flora of Panama, Family 175. Gesneriaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 783–996.

Skog, L. E. 1979. *Moussonia ampla* L. Skog. Pp. 322–324, fig. 1, *en* New Panamanian Species of Gesneriaceae. Brittonia 30.

Skog, L. E & L. P. Kvist. 2000. Revision of *Gasteranthus* (Gesneriaceae). Syst. Bot. 59: 1–118.

Skog, L. E. & J. K. Boggan. 2006. A new classification of the western hemisphere Gesneriaceae. Gesneriads 56(3): 12–17.

Smith, J. F. 1994. Systematics of *Columnea* section *Pentadenia* and section *Stygnanthe* (Gesneriaceae). Syst. Bot. 44: 1–89.

Standley, P. C. & L. O. Williams. 1952. *Kohleria rupicola* Standl. & L.O. Williams. Pp. 62–63 *en* Plantae Centrali-Americanae. III. Ceiba 3.

Walpers, W. G. 1849. Gesneriaceae. Pp. 471–475 *en* Ann. Bot. Syst., Vol. 1. Germany Sumptibus Friderici Hofmeister, Leipzig.

Watson, S. 1890. *Isoloma jaliscanum*. Pp. 160–161 *en* Contributions to American Botany. Proc. Amer. Acad. Arts 17 [n. ser.].

Weber, A. & L. E. Skog. 2007. The genera of Gesneriaceae. Basic information with illustration of selected species, 2nd ed. <http://www.genera-gesneriaceae.at>, accessed 15 July 2011.

Weigend, M. & H. Förther. 2002. A revision of the Central American genus *Solenophora* (Gesneriaceae). Harvard Pap. Bot. 7: 37–78.

Wiehler, H. 1970. Studies in the Morphology of Leaf Epidermis, in the Vasculature of Node and Petiole, and in Intergeneric Hybridization in the Gesneriaceae–Gesnerioideae. M.S. Thesis, Cornell University, Ithaca.

Wiehler, H. 1975a. The re-establishment of *Moussonia* Regel (Gesneriaceae). Selbyana 1: 22–31.

Wiehler, H. 1975b. *Besleria* L. and the re-establishment of *Gasteranthus* Benth. (Gesneriaceae). Selbyana 1: 150–152.

Wiehler, H. 1983. A synopsis of the Neotropical Gesneriaceae. Selbyana 6: 1–219.

Volume 98, Number 3, pp. 297–430 of Annals of the Missouri Botanical Garden
was published on 23 September 2011.